УДК 569(735:591.478.8)

Е. Л. Короткевич

# К ВОПРОСУ О РАЗВИТИИ РОГОВ У НЕКОТОРЫХ ЖВАЧНЫХ

Изучение процессов образования и развития рогов у жвачных имеет важное значение для выяснения вопросов их эволюционного развития, филогении и систематики, в особенности в связи с тем, что до сих пор отсутствует общепринятая классификация парнопалых, а филогения многих групп остается не выясненной. Однако и в объяснении развития рогов у жвачных имеется много неясностей.

По мнению С. А. Северцова (1951), рога в форме выступов лобной кости начали появляться у общих предков оленей и полорогих группы Traguloidea, приобретших четырехкамерный желудок. Об этом, по его мнению, свидетельствуют: эволюция рогов, онтогенез os cornu и ее дивергентная эволюция у оленей и полорогих, рога которых представляют не гомологичные, а конвергентные образования.

Ранняя история жираф, возникших от предков, близких к палеомерицидам, от которых берут начало и предки основного ствола настоящих цервид, не ясна (Трофимов, 1956; Габуния и др., 1960; Флеров, 1971). Филогения же и история развития цервид достаточно подробно прослежены К. К. Флеровым (1952), который указывает на гомологию роговых пеньков оленей и рогов жираф, что не отмечается другими авторами (Кашкаров и др., 1940; Шмальгаузен, 1947; Северцов, 1951; Климов, 1955).

Следует заметить, что строению рогов оленей, последовательности появления и расположения на них отростков часто придают важное значение при систематических и филогенетических построениях. Однако в связи с параллелизмом эволюционного развития отдельных групп оленей формирование внешне сходных рогов у них может проходить различными путями.

В ископаемом состоянии роговые образования сохраняются чаще и лучше других скелетных образований, хотя обычно они фрагментарны. Используя собственные палеонтологические материалы по жирафам и оленям, а также краниологические коллекции жвачных, хранящихся в Зоологическом институте АН СССР (Ленинград), мы попытались проследить историю формирования рогов у жирафовых, показать гомологию некоторых их частей с таковыми цервид. На черепе недавно описанного нами взрослого самотерия (рис. 1) *Samothericum maeoticus* (Короткевич, 1976, 1978) на лобной части, непосредственно за глазницей, размещен довольно высокий (13 см), заостренный правый рог. Левый рог отсутствует. На его месте на лобной кости имеется слабо вогнутая, округлая площадка. Ее поверхность не гладкая, а как бы скульптированная, со сглаженными, нерезкими краями. Единственный рог отделяется от костей черепа четким швом. По краям черепа сосредоточены сосудистые отверстия (рис. 2). Изучение доступных нам краниологических остатков ископаемых палеотрагин показало, что рога *Palaeotragus rouenii* Gaudry из местонахождения у с. Белка (Короткевич, 1974) также отделены швом от черепных костей (рис. 3).

Находки черепов самотерия с одним рогом, подобных таковому из

Новой Эметовки, не единичны. При описании китайских ископаемых жираф Болин (Bohlin, 1926, taf. VI, fig. 3) приводит изображение черепа *S. sinense* Bohlin без одного рога. На приведенном им рисунке видно, что структура поверхности рога отчетливо отличается от таковой

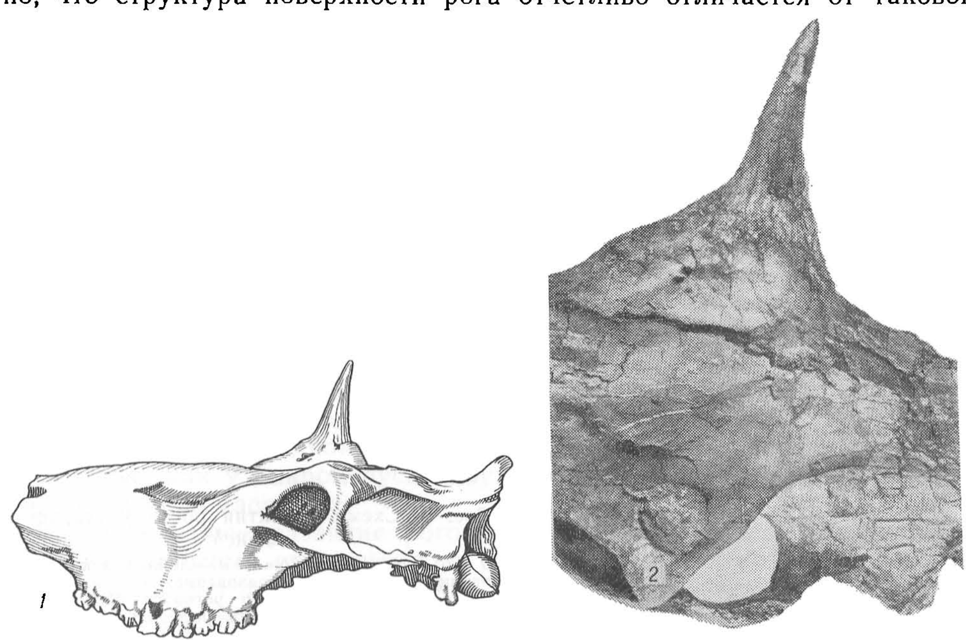



Рис. 1. *Samotherium* sp. из Новой Эметовки (Костев овраг):
*1* — череп с одним рогом; *2* — деталь черепа.

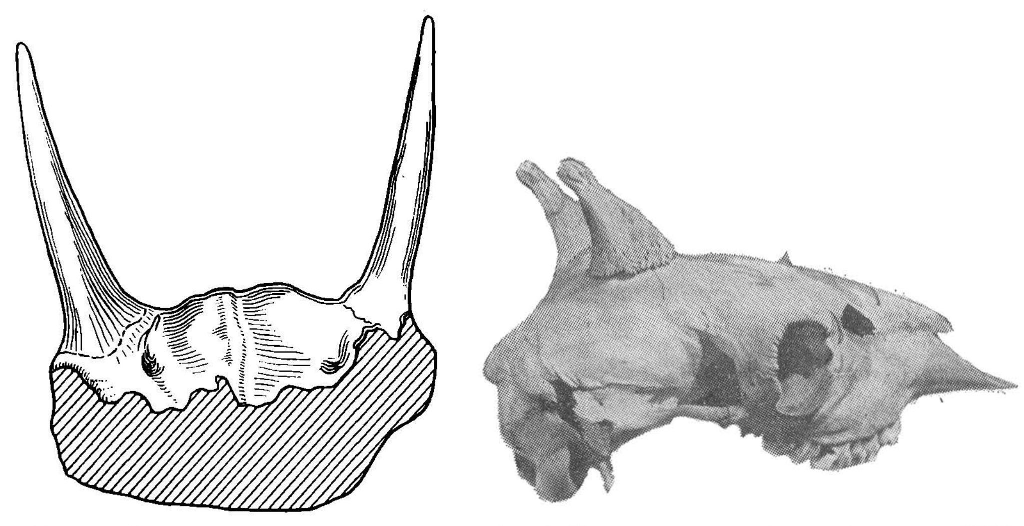


Рис. 2. Фрагмент черепа с рожками *Palaeotragus roueni* из Белки.

Рис. 3. Череп современной жирафы (колл. ЗИН АН СССР).

кости черепа. На черепе ахтиарии из Севастополя (Борисяк, 1915, с.2, табл. 1, фиг. 1, а, б) рога также четким швом отделены от костей черепа. На медиальной стороне этого шва расположен ряд частично слившихся отверстий.

Следовательно, у ископаемых палеотрагин сравнительно часто встречаются черепа с одним рогом. На месте отсутствующего рога кости черепа не имеют следов разлома, деформации, болезненных разрастаний, а образуют округлую площадку со стянутыми краями (рис. 2). Подобная площадка имеется на роговом пеньке у современного оленя, на месте сброшенного рога. На сохранившемся роге новоэметовского самотерия у его основания на месте прикрепления к черепу прослеживается шов и концентрация отверстий для сосудов, свидетельствующих об интенсивном кровоснабжении рога. На черепах некоторых современных оленей — северного оленя (№16144 ЗИН) и лосей (№№ 18342, 29601) — четко виден шов, отделяющий роговой пенек от лобной кости. По своему строению, наличию на внутренней стороне щелеобразных сосудистых отверстий шов на черепе молодого лося (№ 18342) близок к таковым на черепе ископаемых палеотрагин.

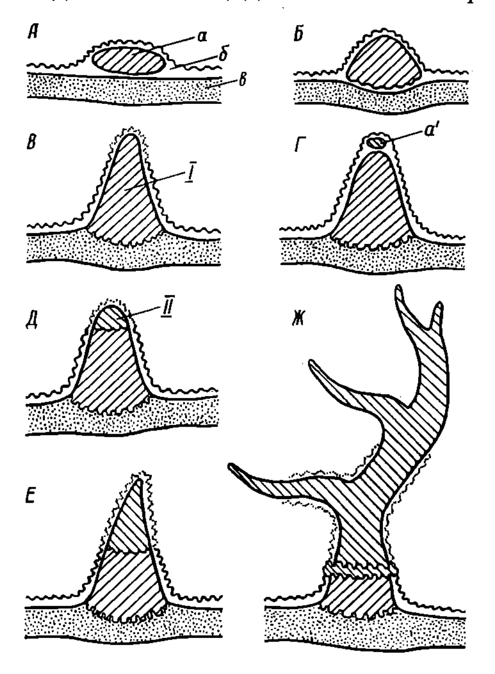



Рис. 4. Схема развития рогов у жираф и оленей:

*а* — os cornu; *б* — кожа; *в* — лобная кость; *I* — первичное роговое образование; *II* — вторичное; *А* — закладка первичного рогового образования; *Б* — его развитие; *В* — тип рога ископаемых палеотрагин; *Г* — закладка вторичного рогового образования; *Д* — тип рога современных жираф; *Е* — тип рога современных родов *Elaphodus, Mazama, Pudu*; *Ж* — тип рога оленя рода *Cervus*.

С возрастом у современных оленей длина рогового пенька уменьшается, и этот шов либо сливается с лобной костью, либо почти вплотную приближается к верхнему краю рогового пенька и слабо заметен (череп старого лося № 29601). Уменьшение длины пенька идет параллельно с увеличением размеров и усложнением рога.

На черепе молодой жирафы (№ 7018) рог размещен непосредственно на лобно-теменных костях, отграничен от них четким, хорошо развитым швом, плотно не прирастает к костям черепа (рис. 4). На этом черепе рога отвалились и прикреплены к нему металлическим стержнем. На конце рога четкий шов отграничивает вершину высотой около 1,5 см. У самцов окапи, как и у жирафы, небольшие рожки покрыты кожей, но их вершинки «наконечники» ежегодно сменяются (Жизнь животных, т. 6). Некоторые ученые (Frechkop, 1946; Grasse, 1955) считают, что последние представляют собой рудимент рогового футляра полорогих, следовательно, жирафы родственны не оленям, а полорогим. С этим не согласуются приведенные выше данные.

Процесс развития рогов, начиная от древних безрогих нижнемиоценовых форм (*Amphitragulus, Dremotherium, Blastomeryx*), происходит в течение всего миоценового времени. Первые рога появляются у палеарктических *Palaeomeryx* и *Dicrocerus* и неарктического *Blastomeryx* вначале в виде простых, покрытых кожей и волосами, выростов лобной кости (Флеров, 1952, с. 66). Возможно, на первых этапах развития эти первичные рога были отделены от лобных костей швом и могли легко

по шву отламываться или сменяться. Вероятно, на этой стадии развития находятся рога ископаемых палеотрагин (рис. 1, 2).

Развитие вторичных рогов у оленей связано с появлением на конце первичных рогов (роговом пеньке) очень маленькой, окостеневающей, не имеющей ветвлений и розетки, одноконечной вершинки. Ее развитие происходит, вероятно, также за счет os cornu, расположенной на вершине первичного рогового образования (рогового пенька). Среди современных оленей рога на такой стадии сохранились у *Elaphodus, Pudu, Mazama* и в онтогенезе наблюдаются у молодых представителей Cervinae (рог «спичак»). На этой стадии развития находятся и рога современных жираф — вершинка рога жирафы и «колпачок» окапи.

У современных оленей, рога которых сохранились на стадии небольших одноконечных образований, имеются хорошо развитые верхние клыки. Как считает С. А. Северцов (1951), рога у них не приобрели роли турнирного оружия и не используются для нападения и защиты. В определенной мере это можно сказать и о современной жирафе. Одной из функций ее первичных роговых образований, обладающих широким основанием, вероятно являются предохранение сравнительно тонких бугровидных костей черепа от механических повреждений.

У оленей после одноконечной стадии развиваются более сложные — вильчатые, как у дикроцеруса (двухотростковые) или даже кустистые, типа стефаноцемаса рога.

Последующее развитие рогов, выраженное в появлении сложной кроны со многими отростками, в увеличении их размеров, характерно для ряда представителей настоящих Cervinae. Это развитие у них происходит параллельно с сокращением, редукцией первичных роговых образований — роговых пеньков. Рога оленей являются основным оружием самцов в боях за самку, и по ним можно проследить эволюцию органа под влиянием полового отбора (Северцов, 1951). Развитие рогов, в таком случае, обусловлено применением их в качестве турнирного оружия и орудия защиты и нападения. Сокращение же рогового пенька способствует их укреплению — длинные и тонкие пеньки отягощенные большими и тяжелыми рогами могут легко ломаться.

Следует также отметить, что темпы развития, усложнения строения рогов и последовательность появления на них отростков происходит не у всех оленей одинаково. Так, рога ископаемых косуль в противоположность таковым плиоцервуса не имеют надглазничного отростка, соответствующего переднему отростку вильчатого рога дикроцеруса. Следовательно, дикроцерусов, принятых в основу развития Cervinae, нельзя рассматривать в качестве предковых форм косуль.

Развитие рогов в разных систематических группах современных оленей шло различными темпами и направлениями и ныне находится на разных стадиях этого процесса. Вероятно, это относится к ископаемым и современным жирафам.

На основании изложенного можно сделать такие выводы: 1) рога палеотрагин, жираф (без вершинки) и роговые пеньки оленей представляют гомологичные, первичные образования черепа; 2) на более ранних стадиях своего развития эти образования еще не плотно прирастали к костям черепа, что позволяет высказать предположение о возможности их периодической смены; 3) плотные костные рога оленей, вершинка рога современной жирафы и «наконечник» рога окапи являются более поздними, вторичными образованиями. Подвержены периодической смене не только вторичные рога оленей, но и «наконечник» рога окапи. Следовательно, смена рогов оленей не может расцениваться в качестве отличительного признака их от жираф.

Схема развития рогов у жираф и оленей изображена на рис. 4. Для дальнейшего уточнения вопроса филогенетических взаимоотношений оленей, жираф и полорогих, а также образования рогов у примитивных оленеобразных, о возможности смены «первичных рогов» необходимы новые палеонтологические материалы, дополнительные исследования.

В отношении процесса образования рогов существует в общем единое мнение об их кожном происхождении, о том, что они являются результатом роста самостоятельных кожных окостенений os cornu, которые очень рано срастаются с лобными костями (Кашкаров и др., 1940; Шмальгаузен, 1947; Климов, 1955 и др.). Однако нет четкого разграничения и определения первичных и вторичных роговых образований. Основа рога, выступ лобной кости противопоставляется os cornu и в то же время является ее производным.

Необходимы более ясные представления об образовании вторичных роговых образований. Если в основе их закладки и роста лежит os cornu, то возникает вопрос о возможной периодической смене и первичных роговых образований на определенном этапе их развития. Об этом, в какой-то степени свидетельствует наличие шва, отделяющего роговой пенек оленей, основание рога современной жирафы и рога ископаемых палеотрагин от костей черепа.

В заключение следует отметить, что в решении этих и других вопросов, связанных с образованием и развитием рогов, помимо палеонтологических данных, большая роль должна быть отведена сравнительно-анатомическим и онтогенетическим исследованиям.

## SUMMARY

Homologous characters of the primary and secondary horns of the ruminants mentioned below are found on the basis of studies in the skulls of fossil and modern deer and giraffes. An assumption is advanced that the alteration of horns in deer cannot be considered their distinctive feature from giraffes. The finding of a one-horned samoterium skull has given rise to suppose that the primary horn formations alter in giraffes and deer at a certain stage of their evolutionary development.

## ЛИТЕРАТУРА

Борисяк А. А. Севастопольская фауна млекопитающих, П.— В кн.: Труды геол. комитета, н.с., вып. 137. Петроград, 1915, 47 с. III табл.

Габуния Л. К., Трофимов Б. А. Современные представления о филогении и классификации копытных.— Приложение к кн.: В. О. Ковалевский, Собр. науч. трудов, т. III. М., 1960, с. 311—333.

Жизнь животных. Млекопитающие.— М.: Просвещение, 1971, т. 6.— 627 с.

Климов А. Ф. Анатомия домашних животных, т. I.— М.: Сельхозгиз, 1955.— 576 с.

Кашкаров Д. Н., Станчинский В. В. Курс зоологии позвоночных животных.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940.— 1024 с.

Короткевич Е. Л. Парнопалые гиппарионовой фауны с. Белка.— Палеотрагус.— В кн. Природная обстановка и фауны прошлого, вып. 8. Киев: Наук. думка, 1974, с. 34—54.

Короткевич Е. Л. Важнейшие местонахождения гиппарионовой фауны на территории УССР.— Вестн. зоол., 1976, № 6, с. 65—72.

Короткевич Е. Л. Новый вид самотерия из мэотиса Северного Причерноморья.— Вестн. зоол., 1978, № 4, с. 9—18.

Северцов С. А. Эволюция рогов некоторых парнокопытных как турнирного оружия в боях за самку.— В кн.: Проблемы экологии животных, т. I. М.: Изд-во АН СССР, 1951, с. 58—96.

Трофимов Б. А. Происхождение, история и некоторые закономерности развития архаических жвачных (Ruminantia). Приложение к кн.: В. О. Ковалевский, Собр. науч. трудов, т. II, М.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 287—299.

Флеров К. К. Кабарги и олени.— В кн.: Фауна СССР, Млекопитающие, т. 1, вып. 2, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952.— 255 с.

Флеров К. К. О древнейших жвачных.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1971, № 6, с. 52—58.
Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных.— М., 1947.— 540 с.
Bohlin B. Die Familie Giraffidae mit besonderer Berucksichtigung der fossilen Formen aus China.— Paleontologia Sinica s.C.vol.IY, fasc.I. Peking, 1926, s. 178, taf. XII.
Frechkop S. De l'Okapi et des affinites des Giraffides avec les Antilopes.— Bull. Mus. Hist. Natur. Belgique, 22, N 1.
Grasse P. P. Traite de Zoologie, t. XVII, Paris, 1955.— 1170 s.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
1.III 1977 г.

УДК 599.591.471.32

**О. Я. Пилипчук**

# ИЗМЕНЕНИЯ МОМЕНТОВ СОПРОТИВЛЕНИЙ ТЕЛ ПОЗВОНКОВ ПО ДЛИНЕ ПОЗВОНОЧНИКА У ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Вопрос о сопротивляемости различных участков позвоночного столба изгибающим нагрузкам, возникающим под влиянием внешних сил (гравитации, сокращения мускулатуры и инерции), недостаточно изучен. Большинство исследователей пытались решать его путем изучения формы, структуры и функции тел позвонков и межпозвоночных дисков. При этом справедливо авторы считают, что разные области позвоночного столба испытывают неодинаковые нагрузки, в связи с чем неодинаковы величина, форма и размеры тел позвонков. (Mutel, 1921; Gallois a.o., 1925; Батуев, 1954; Осинский, 1969; Пилипчук, 1976 и др.).

На наш взгляд, для решения этого вопроса необходимо знание физико-механических свойств тел позвонков и межпозвоночных дисков, а также моментов инерции или сопротивлений различных компонентов скелета позвоночника.

Объектом нашего исследования были скелеты позвоночного столба представителей четырех семейств хищников: из собачьих волк (*Canis lupus* L.) — 3; динго (*Canis dingo* Blumend.— 1; шакал (*Canis aureus* L.) —2; домашняя собака (*C. familiaris* L.) — 4; енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides* G.) — 2, песец (*Alopex lagosus* L.) — 1; из кошачьих рысь (*Felis lynx* L.) — 2; пума (*F. concolor* L.) — 1; барс (*F. uncia* L.) — 1, гепард (*Acinonyx jubatus* Schrab.) — 1, камышовый кот (*F. chaus* L.) — 3; из куньих горностай (*Mustela erminea* L.) — 2, соболь (*Martes zibellina* L.) — 2, лесная куница (*M. martes* L.) — 2, каменная куница (*M. foina* L.) — 2, из медвежьих бурый медведь (*Ursus arctos* L.) — 2, черный медведь (*Ursus thibetans* L.) — 1.

Высоту и ширину каудальной поверхности тел позвонков измеряли штангенциркулем. Моменты сопротивлений вычисляли по формуле, $W=\frac{1}{6}bh^2$, где W — момент сопротивления, b — ширина, h — высота фермы *, примененной Слайпером (1946) и Антонюком (1970). Расчеты проводили с помощью электронно-счетной машинки «Электроника».

На рисунке представлена изменчивость моментов сопротивлений позвонков по длине позвоночного столба для представителей 4 семейств отряда хищных. Следует подчеркнуть, что при возрастании нагрузки на

* Слайпер и Антонюк сравнивают позвоночный столб с несущей фермой моста.